Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères

Valérie SANCHEZ & Christiane DENYS
Laboratoire des Mammifères et Oiseaux, Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Yolanda FERNANDEZ-JALVO
Museo Nacional de Ciencias Naturales,
José Gutierrez Abascal, Madrid (Espagne)

RÉSUMÉ
L'étude taphonomique de restes de micromammifères d'un échantillon de la couche 1a du site du Monte di Tuda a été effectuée suivant la méthode d'Andrews (1990). Le fort taux de fragmentation des éléments squelettiques a entraîné la création de nouvelles catégories de fragmentation des os longs et une étude du matériel crânien séparant les rongeurs des insectivores a mis en évidence certains aspects de leur conservation différentielle. Les pourcentages de dents digérées et leur faible degré de digestion permettent de désigner la chouette effraie (*Tyto alba*) comme agent de l'accumulation des restes subfossiles. L'observation de la surface des os au microscope électronique à balayage (M.E.B.) met en évidence différents types d'altérations post-dépositionnelles telles que le piétinement, la destruction par les racines, l'exposition aérienne, la corrosion du sol. La comparaison avec un assemblage actuel de pelotes de régurgitation de *Tyto alba* du même site et les données actuelles sur la Corse confirment les différences de proportions dans les assemblages fauniques de l'échantillon considéré.

MOTS CLÉS
taphonomie,
micromammifères,
Corse,
Holocène,
rapaces nocturnes.

ABSTRACT
The taphonomical study of a sub-fossil sample from layer 1a of the Monte di Tuda site (Holocene, Corse) has been undertaken following Andrews (1990) method. The very high fragmentation percentage of this assemblage has led to the creation of new fragmentation categories for long bones. The skull remains of Murinae and Crocidurinae have been treated separately which gives interesting results about their differential preservation. Traces of digestion have been observed through the use of S.E.M examinations, their proportions and their weak grades correspond to category 1 of predator after Andrews (1990) and more precisely to *Tyto alba*. Post predation alterations are recognized (among them trampling, root marks, weathering, soil corrosion). Comparison with modern owl pellets assemblage from Monte di Tuda site and from others Corsica sites confirms the different proportions of the faunal lists of the level 1a.

KEY WORDS
taphonomy,
micromammals,
Corsica,
Holocene,
owls.

INTRODUCTION

Les microvertébrés ont des niches écologiques très étroites, notamment les mammifères qui sont plus fortement inféodés à un milieu précis. Ce sont donc de très bons indicateurs environnementaux. En paléontologie, les critères actualistes sont appliqués aux restes fossiles en vue d'une interprétation écologique du milieu. Les associations de micromammifères ont donc été très souvent utilisées pour des approches paléo-environnementales (Jaeger 1979 ; Avery 1982 ; Chaline & Brochet 1989). On s'est aperçu récemment que la plupart des assemblages fossiles de micromammifères subissaient très souvent avant la fossilisation une phase supplémentaire de concentration par rapport aux grands mammifères : la digestion (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992). En effet, les petits mammifères carnivores et les rapaces nocturnes et diurnes sont connus pour ingérer de grandes quantités de microvertébrés et pour les accumuler sous forme de pelotes de régurgitation ou de crottes dans leur nids ou leur aires de repos. Ces accumulations peuvent être très abondantes et s'incorporer directement au sédiment comme par exemple dans les grottes (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992). Ces travaux ont montré que la prédation peut occasionner des biais importants dans les listes fauniques rendant ainsi certaines interprétations paléoécologiques caduques. En effet, les restes des proies reflètent les sélections que le prédateur effectue sur l'ensemble de la faune en fonction notamment de la période d'activité, de la taille des proies et de ses préférences alimentaires. Avant toute interprétation paléoécologique, il est donc important de reconnaître l'origine et les altérations qu'ont pu subir les microvertébrés avant, pendant, et après leur enfouissement.

Parmi les grandes îles méditerranéennes, la Corse se prête bien aux études taphonomiques en raison du grand nombre de sites qu'elle a livré. De nombreux travaux sur les restes fossiles de cette région ont permis de corréler la colonisation définitive par l'homme, au début de l'Holocène, à d'importants bouleversements fauniques chez les mammifères (extinction des endémiques et remplacement par les nouveaux immigrants) (Alcover 1980 ; Vigne 1982, 1988, 1992 ; Sanders & Reumer 1984 ; Vigne & Alcover 1985 ; Vigne *et al.* sous presse). Parmi les sites corses permettant d'aborder ce phénomène se trouve la grotte du Monte di Tuda (Olmeta di Tuda, Haute-Corse). On observe dans les faunes du Monte di Tuda les effets de l'arrivée du rat noir (*Rattus rattus*) et l'extinction des rongeurs endémiques (Vigne & Marinval-Vigne 1991 ; Vigne & Valladas 1996). L'étude taphonomique, en définissant les biais de la composition faunique dus aux habitudes de chasse (opportunistes ou sélectives) du prédateur, permet de distinguer dans un niveau une réelle extinction d'une absence due à la prédation. Pour cela, il faut disposer d'un nombre abondant de données et d'un bon matériel de comparaison. Par l'abondance des micromammifères, la qualité des fouilles qui ont permis de les obtenir et la stratigraphie détaillée, ce site offre des conditions idéales pour l'étude taphonomique de la microfaune.

Dans un travail préliminaire, Vigne & Marinval-Vigne (1991) supposaient que le gisement fossilifère de la grotte du Monte di Tuda résultait d'accumulations successives de déjections d'oiseaux rapaces. Leurs observations étaient fondées sur la représentation du matériel osseux mais n'avaient pas pris en compte l'étude de la digestion et des altérations post-prédation. La méthode taphonomique mise au point par Andrews (1990) permet de reconnaître l'intervention de rapaces ou de carnivores, et d'identifier au moins le type de prédateur responsable d'une accumulation de micromammifères fossiles. Une fois le prédateur déterminé, la connaissance de son type de régime alimentaire, opportuniste ou sélectif, de son mode de chasse, permettent d'évaluer la valeur des indications paléoenvironnementales fournies par les listes fauniques et d'éliminer les biais spécifiques dus à la prédation (Denys *et al*, sous presse ; Fernandez-Jalvo 1995). De plus, cette méthode permet de distinguer les modifications post-dépositionnelles qui renseignent sur la formation du gisement et éventuellement sur les conditions environnementales et édaphiques qui régnaient au moment de la fossilisation.

Ce travail porte sur l'étude taphonomique des micromammifères d'un prélèvement de la couche

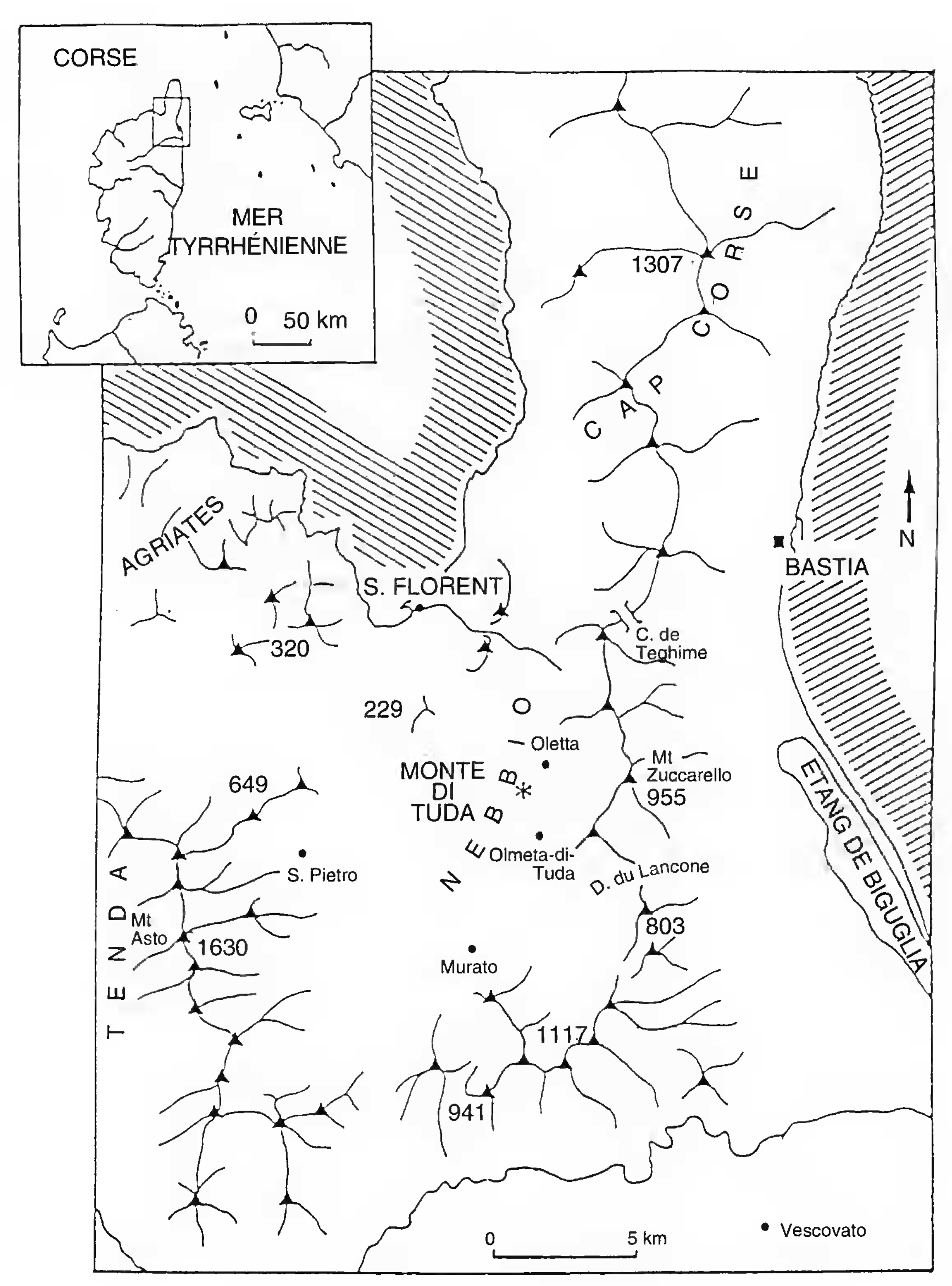


FIG. 1. — Situation géographique du site du Monte di Tuda en Corse.

superficielle (couche 1a) de la grotte du Monte di Tuda. Il constitue le premier essai de compréhension de l'origine et de la formation du site. Ce travail tentera d'évaluer l'importance d'une étude taphonomique fine pour préciser les conditions de fossilisation à l'Holocène, en Corse.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Contrairement aux grands mammifères, les micromammifères (dont le poids varie de 2 g à 10 kg) subissent après leur mort une étape supplémentaire qui est le passage dans le tube digestif d'un prédateur. En effet, les principales accumulations modernes où l'on retrouve des restes de micromammifères en abondance sont les accumulations de pelotes de régurgitation de rapaces ou les crottes de Carnivores. Le devenir de ces concentrations comme site fossilifère est très supérieur à celui d'une carcasse isolée d'un petit mammifère mort accidentellement. D'ailleurs, il est maintenant démontré que la formation de gisements fossilifères de microvertébrés est généralement liée à la prédation : assemblage de pelotes de régurgitation de rapaces diurnes (falconiformes), nocturnes (strigiformes), accumulation de déjections de petits mammifères carnivores (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992 ; Fernandez-Jalvo 1995 ; Fernandez-Jalvo *et al.* sous presse). Afin de pouvoir identifier le prédateur à l'origine de la concentration de microvertébrés, de nombreuses études ont été effectuées sur les restes squelettiques provenant des accumulations actuelles et l'emploi du microscope électronique à balayage s'est généralisé (Dodson & Wexlar 1979 ; Denys 1985 ; Denys & Mahboubi 1992 ; Denys *et al.* 1992). Les effets de la digestion sur les dents et les os de micromammifères ont été décrits en détail dans Andrews (1990), Fernandez-Jalvo & Andrews (1992), Fernandez-Jalvo (1992). De plus, les modifications postérieures à la digestion (piétinement, corrosion, racines, compaction...) peuvent être mises en évidence et renseignent sur les processus de fossilisation. Ces travaux permettent la détermination de plus en plus précise des traces produites par les prédateurs, par les altérations édaphiques, environnementales et par les microorganismes.

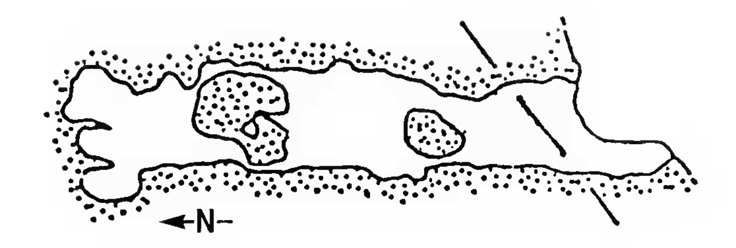
PRÉSENTATION DU SITE

(d'après Vigne & Valladas 1996 ; Vigne inédit). Le site du Monte di Tuda se situe au nord de la Corse, à 340 mètres d'altitude (Fig. 1). Il a livré une succession de faunes de microvertébrés datées de 864-409 av. J.-C. à l'actuel. La grotte s'ouvre dans une falaise au sud du mont. La végétation du mont est caractéristique de l'étage méditerranéen supérieur, tandis qu'à ses pieds un vallon couvert de maquis appartient à l'étage méditerranéen inférieur. C'est au niveau du porche qu'ont été prélevés les échantillons de microfaune utilisés pour cette étude. Ce porche qui a aujourd'hui une surface d'environ cinq mètres sur deux, pour une hauteur de trois mètres à l'entrée et quatre-vingt centimètres au fond, a été en partie emporté par la chute du toit de l'abri. Les éboulis forment un amas, trois mètres au-dessous de l'ouverture, accessible uniquement par une échelle.

Le prélèvement des vestiges microfauniques s'est effectué par motres de sédiments afin de les endommager le moins possible. Des dispositifs antipollution ont été mis en place : protection des parois par coque de plâtre, surfaces de fouille maintenues propres à l'aide d'un aspirateur.

Les prélèvements ont été faits par passées horizontales successives de deux à trois centimètres d'épaisseur en conformité avec le pendage des couches. L'analyse stratigraphique (Fig. 2) fait apparaître deux grandes phases : une phase profonde de sédimentation en petites mares (couches 6 à 2), une phase superficielle (couche 1), très riche en matière organique et en ossements de micromammifères, qui correspond à une sédimentation sèche entrecoupée par une phase de ruissellements, avant stabilisation pour le niveau 1a.

L'échantillon utilisé pour cette étude provient de la fraction VI du niveau 1a. Cette fraction est située à une profondeur de -61 + 3 cm. L'horizon 1a (-50 à -70 cm) est très riche en ossements et en matière organique ; le sédiment est constitué de sables mal classés, avec très peu de graviers, avec des pourcentages de limon et d'argiles moins importants que dans les niveaux sous-jacents, contrairement au taux de carbonates, ce qui traduit une période plus sèche (Miskovsky comm. pers.). Ce niveau n'a pas fait l'objet d'une



- 50
Niveau IV
Couche 1a
W
1
brutal changement sédimentaire
2
-150
3
4
6
- 250
CM
Couches

Sédiment silteux riche en matière organique
Silt sableux
Pierres
Sables et graviers
Lentilles stalagmitiques
Substrat calcaire
Silt argileux

Fig. 2. — Stratigraphie de la section principale de la grotte du Monte di Tuda et position du niveau VI dans la couche 1a (d'après Vigne & Valadas 1996).

datation absolue mais correspond par sa composition faunique à un maximum d'un cycle agricole majeur (cycle II de la séquence) correspondant à l'explosion de l'agriculture en Corse du Nord dans la seconde moitié du XVII[e] siècle ap. J.-C. (Vigne & Valladas 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel d'étude provient d'un échantillon de la fraction VI de la couche 1a. Cet échantillon a été prélevé dans une zone de fouille présentant le plus de sécurité possible (par rapport à des problèmes de pollution), il est noté VIo. Néanmoins, cet échantillon est de moins bonne qualité que celui utilisé par Vigne & Valladas (1996) comme référence pour les listes fauniques (noté VIT) car prélevé dans une zone stratigraphiquement moins fiable de la fouille (mais à même profondeur) (Vigne comm. pers.). Les ossements ont été obtenus par tamisage à l'eau (avec une maille de 2 et 1 mm) et ont fait l'objet d'un tri sous loupe binoculaire. Les micrommamifères y représentent la majorité des restes osseux.

Des éléments squelettiques de proies de quatre rapaces et d'un carnivore ont été utilisés comme matériel de comparaison. Les oiseaux concernés sont : la chouette effraie *Tyto alba* (Corse, porche de la grotte du Monte di Tudà), la chouette hulotte *Strix aluco* (Allier), la chouette chevêche *Athene noctua* (Puy de Dôme) et le faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (Yvelines). Les déjections de mangouste (*Ichneumia*) proviennent d'Afrique (Kenya). Les éléments squelettiques ont été séparés après que l'on ait préalablement fait tremper les pelotes dans de l'eau, sans adjonction de produits chimiques.

La première étape de travail sur le matériel du Monte di Tuda a consisté à trier une partie des fractions grossières (refus de tamis de deux millimètres) et fines (refus de tamis de un millimètre), sous loupe binoculaire. Après détermination des restes squelettiques, l'étude taphonomique a été effectuée suivant la méthode exposée dans Andrews (1990).

TABLEAU 1. — Pourcentage de représentation des os de l'échantillon VIo du Monte di Tuda calculé pour chaque os suivant la formule de Dodson & Wexlar (1979). **PR** = FO/FT x 100 ; **FO** = fréquence observée de l'élément squelettique ; **FT** = fréquence théorique de cet os estimée à partir du NMI (= 797) et du nombre correspondant de cet os pour un individu théorique. L'individu théorique comprend : 2 mandibules, le même nombre de maxillaires, fémurs, tibias, humérus, radius, ulnae, scapulae, pelvis, astragales, calcanéums, 4 incisives, 12 molaires, 24 côtes, 54 vertèbres, 20 métapodes et 24 phalanges. Pour minimiser l'importance des biais probables dus au tamisage, les éléments les plus petits ou les plus étroits notés d'un astérisque ont été éliminés du calcul du PR moyen.

Élément squelettique	FO	FT	PRos
Crânes	48	797	6,03
Mandibules	1508	1594	94,6
Maxillaires	956	1594	59,98
Incisives isolées	1497	3188	46,96
Molaires isolées *	624	9564	6,64
Fémurs	724	1594	45,4
Tibia-Fibulae	688	1594	43,2
Pelvis	549	1594	34,4
Calcanei	334	1594	20,95
Astragales	263	1594	16,45
Humérus	751	1594	47,1
Radii	332	1594	20,83
Ulnae	518	1594	32,5
Scapulae	366	1594	22,96
Côtes *	967	19128	5,05
Vertèbres	5332	43038	12,39
Métapodes *	793	15940	4,97
Phalanges *	291	19128	1,52
PR moyen total			29,02
PR moyen			30,69

RÉSULTATS

REPRÉSENTATION

Les vertèbres sont l'élément squelettique le plus abondant en fréquence observée, néanmoins, si l'on considère que chaque micromammifère possède en moyenne cinquante-quatre vertèbres, cela ne représente que quatre-vingt-dix-neuf individus. Par contre les mandibules indiquent la présence d'au moins 754 individus. Cependant le NMI peut également être calculé en fonction du côté des éléments squelettiques, ce qui donne (nombre de mandibules gauches *versus* droites) un nombre d'individus plus élevé de 797. C'est à partir de ce dernier rapport qu'ont été calculés les pourcentages de représentation des différents éléments squelettiques selon la méthode mise au point par Dodson & Wexlar (1979) (Tableau 1). Tous les éléments du squelette sont représentés et

il ne semble pas y avoir de tri. Cependant, on peut voir que les mandibules dominent en abondance (pourcentage de représentation : PR = 94,6), suivies par les maxillaires (PR = 59,98). Humérus, fémurs, tibiae et incisives isolées viennent ensuite (PR moyen = 45,67), avant ulnae et pelvis (PR moyen = 33,45). Les radius, scapulae, calcaneï, astragales et vertèbres sont mal représentés. Enfin, métapodes, phalanges, côtes et molaires isolées sont encore plus mal représentées, mais cela pourrait être un artefact dû à la maille assez large du tamis (1 mm). Elles ont donc été éliminées du calcul du pourcentage de représentation moyen, qui donne toutefois une valeur de 30,69 % relativement faible.
Une caractéristique de beaucoup de prédateurs est la destruction préférentielle ou la perte des parties les plus distales des membres ; cette perte est encore plus importante pour les os des mains et des pieds. L'examen des proportions des restes crâniens et post-crâniens se fait au moyen de différents rapports (Andrews 1990). Tout d'abord, les proportions du nombre des parties proximales des membres (fémur + humérus) par rapport à celui des mandibules et des maxillaires contenus dans l'échantillon fossile donnent une valeur de 60. Ce qui permet de conclure qu'il y a donc environ deux fois plus de mandibules et de maxillaires que de fémurs et d'humérus.
Le résultat de la comparaison du nombre d'os long des membres à celui de l'ensemble mandibules, maxillaires et dents isolées est le suivant :

$$\frac{\text{fém. + tib. + hum. + rad. + ulna}}{\text{mdb. + max. + molaires isolées}} \times 16/10 \times 100 = 156$$

Ce résultat contraste avec le précédent puisque, cette fois-ci, les éléments post-crâniens prédominent. La comparaison de ces deux indices montre une faible abondance des molaires isolées. Il est donc permis de penser qu'il n'y a pas eu une grande destruction des mandibules et des maxillaires au niveau des rangées molaires. Cependant, certaines des molaires isolées (notamment les M2/2 et M3/3 de petits rongeurs) ont pu passer au travers des mailles du tamis.
Le résultat de la comparaison des parties distales et proximales des membres s'exprime avec le rapport suivant (Andrews 1990) :

Tableau 2. — Pourcentage de fragmentation des mandibules et des principaux os longs des restes fossiles de l'échantillon VIo (couche 1a) du Monte di Tuda. Le PF est calculé en fonction du nombre d'os cassés par rapport à celui du nombre total d'os.

Élément squelettique	FO	Fcassés	PF
Mandibule	1508	1382	91,64
Scapula	366	366	100
Humérus	751	385	51,26
Radius	332	175	52,71
Ulna	518	393	75,87
Pelvis	549	549	100
Fémur	724	394	54,42
Tibia	688	461	67,01

$$\frac{\text{tibia + radius}}{\text{fémur + humérus}} \times 100 = 69,15$$

Il indique qu'il y a plus de restes des parties proximales des membres que des parties distales. Ceci étant probalement dû à la sous-représentation des radius dans la fraction VI. Cet os étant plus fin et moins robuste que les trois autres a pu, soit être détruit lors de la fossilisation, soit passer au travers des mailles lors du tamisage. Ce type d'analyse montre la conservation préférentielle de certains éléments squelettiques dans le site fossile du niveau 1a pour ce qui est des os des membres. Les effets du tamisage pourraient être assez importants, notamment en ce qui concerne les molaires isolées de petite taille.

Fragmentation

Tout comme la représentation des éléments squelettiques, l'étude de la fragmentation peut renseigner sur le type de prédateur responsable d'une accumulation fossile (Andrews 1990). Les causes de cette fragmentation peuvent être dues en effet au mode d'ingestion du prédateur. Il est ainsi bien connu que les rapaces nocturnes de grande taille peuvent avaler leur proie en entier et causer moins de dommages aux os que les mammifères carnivores ou les rapaces diurnes qui broient ou déchiquètent leur nourriture. Cependant, l'étude de la fragmentation est délicate en raison de la conservation différentielle importante des éléments squelettiques et des altérations post-prédation survenant lors de l'enfouissement et même lors du tamisage. Il existe cependant des moyens pour les reconnaître.

Le calcul des pourcentages de fragmentation est donné pour les mandibules, scapulae, humérus, radius, ulnae, pelvis, fémurs et tibiae (Tableau 2), suivant la formule de Dodson & Wexlar (1979). Aucun tibia n'ayant été retrouvé avec la fibula, on a calculé le pourcentage de fragmentation à partir du tibia seulement. Les éléments squelettiques les plus touchés par la fragmentation sont les pelvis, scapulae (pourcentage de fragmentation : PF = 100 %) et les mandibules (PF = 91,64 %). On constate que, d'une manière générale, les restes du Monte di Tuda sont très fragmentés, car le pourcentage de fragmentation moyen est de 74 %.

La fragmentation a été ensuite évaluée pour les crânes et les mandibules des Murinae et des Crocidurinae afin d'évaluer la conservation différentielle des restes du Monte di Tuda. Pour les rongeurs murinés, la figure 3 donne les effectifs et les pourcentages pour chaque catégorie de fragmentation des maxillaires. Il n'y a en effet aucun élément crânien de Murinae qui soit en connection dans le matériel du niveau VI. Seulement 33,69 % des maxillaires sont entiers. L'arcade zygomatique est considérée comme un indicateur de fracture car elle est très fragile (Andrews 1990). Si on ne tient plus compte des cassures sur la rangée molaire, 60,88 % des fragments de maxillaires possèdent l'arcade zygomatique. D'après les données d'Andrews, seuls les assemblages de rapaces nocturnes actuels ont plus de 60 % des maxillaires portant l'arcade zygomatique, excepté le hibou des marais. Pour les restes du Monte di Tuda, 41,27 % des rangées molaires sont cassées, ce qui est élevé face au nombre de molaires isolées (6,64 %). Cependant, 94,31 %

Type de Maxillaire	rangée molaire entière	deux molaires	une molaire	rien
Partie antérieure avec zygoma Fréquence Pourcentage	284 33,69	105 12,46	121 14,35	141 16,73
Partie antérieure sans zygoma Fréquence Pourcentage	62 7,36	26 3,08	41 4,86	
Partie postérieure sans zygoma		30 3,56	M/2 M/3 25 2,96	
Autres fragments	8 0,95			

FIG. 3. — Catégories de fragmentation et proportions des maxillaires de rongeurs murinae du Monte di Tuda, échantillon VIo.

des mandibules fossiles contre 35,96 % des maxillaires possèdent encore des dents, ce qui indique une fracturation supérieure des maxillaires et donc une perte préférentielle des molaires supérieures par rapport aux inférieures pendant le tamisage.

En ce qui concerne les insectivores, la figure 4 donne le nombre et le pourcentage des cassures classées suivant la fracturation du crâne et des maxillaires. Dans l'échantillon sub-fossile, les demi-crânes forment 32 % du matériel, la plus grande partie de ces ossements étant sous forme

Cassures crâniennes

	Crâne cassé après le ptérygoïde	Crâne cassé après la M3	*idem* partie nasale cassée
Maxillaires entiers Fréquence Pourcentage	5 3,33	11 7,33	12 8,00
Un des deux maxillaires entier Fréquence Pourcentage		2,67	4,67
Les deux maxillaires sont cassés Fréquence Pourcentage		2 1,33	7 4,67

Maxillaires isolées

Rangées dentaires du maxillaire entières Fréquence Pourcentage	4 2.67	Rangées dentaires du maxillaire cassées Fréquence Pourcentage	98 65.33

FIG. 4. — Catégories de fragmentation des crânes et des maxillaires des Crocidurinae de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

Type de mandibule	Rangée dentaire intacte	Deux molaires	Une molaire	Pas de molaire
Avec trois processus				
Fréquence	20	0	0	1
Pourcentage	1,17	0	0	0,06
Processus coronoïde cassè				
Frèquence	54	0	1	0
Pourcentage	3,15	0	0,66	0
Processus ondulaire cassé				
Frèquence	6	0	0	3,
Pourcentage	0,35	0	0	0,17
Processus angulaire cassé				
Fréquence	22	0	0	8
Pourcentage	1,28	0	0	0,47
Processus coronoïde seul				
Fréquence	5	2	1	2
Pourcentage	0,29	0,12	0,06	0,12
Processus ondulaire seul				
Fréquence	116	3	1	
Pourcentage	6,76	0,17	0,06	4,84
Processus angulaire seul				
Fréquence	14	0		0
Pourcentage	0,82	0	0,06	0
Aucun processus				
Fréquence	431	15	4	0
Pourcentage	25,13	0,87	0,23	0
Alvéole incisive complète				
Fréquence	503	55	42	23
Pourcentage	29,33	3,21	2,45	1,34
Alvéole incisive cassée				
Fréquence	155	47	58	22
Pourcentage	9,04	2,74	3,38	1,38
Autres fragments			8	7
			0,47	0,44

FIG. 5. — Catégories de fragmentation des mandibules de Murinae de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

Type de mandibule	Rangée dentaire intacte	Fragment postérieur de la rangée dentaire
Avec les trois processus Fréquence Pourcentage	106 23,82	43 9,66
Processus coronoïde cassé Fréquence Pourcentage	4 0,9	2 0,45
Processus condylaire cassé Fréquence Pourcentage	3 0,67	0 0
Processus angulaire cassé Fréquence Pourcentage	86 19,33	50 11,24
Processus coronoïde seul Fréquence Pourcentage	2 0,45	3 0,67
Processus condylaire seul Fréquence Pourcentage	5 1,12	4 0,9
Processus angulaire seul Fréquence Pourcentage	2 0,45	2 0,45
Aucun processus Fréquence Pourcentage	50 11,24	32 7,19

Autres types
Partie postérieure sans dents 29 6,5
Partie antérieure de la rangée molaire 15 3,37
Partie moyenne de la rangée molaire 7 1,57

FIG. 6. — Catégories de fragmentation et proportions des mandibules d'insectivores du Monte di Tuda.

Os	Fragment proximal	Diaphyse	Fragment distal	Diaphyse proximale	Diaphyse distale
Humérus N = 385					
Fréquence Pourcentage	36 8,39	25 20,5	66 22,37	54 14,02	204 52,99
Ulna N = 219					
Fréquence Pourcentage	91 43,63	18 29,54	14 2,7	270 43,83	0 0
Fémur N = 394					
Fréquence Pourcentage	55 24,31	8 22,58	20 7,53	242 61,42	69 17,51
Tibia N = 461					
Fréquence Pourcentage	120 26,31	75 27,25	41 13,44	122 26,46	103 22,34

FIG. 7. — Catégories de fragmentation et proportions des os longs des membres de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

de fragments de maxillaires (65,33 %). Sur les crânes, la plupart des maxillaires sont entiers (58,33 %), c'est la boîte crânienne qui est préférablement touchée.

La figure 5 donne les effectifs et les pourcentages pour chaque catégorie de fragmentation des mandibules de rongeurs murinés. Les mandibules complètes sont celles qui n'ont aucune fracture, sans tenir compte de la présence ou non des dents. Les mandibules à rangée molaire entière dominent (62,85 %), les cassures intervenant surtout au niveau des processus. Des trois processus, le coronoïde et l'angulaire sont le plus souvent cassés à l'intérieur des différentes combinaisons de fractures. On retrouve cependant beaucoup plus de mandibules sans processus. Dans l'échantillon fossile, 2,41 % des mandibules sont intactes, ce qui est peu par rapport aux données des prédateurs aviens actuels (Andrews 1990).

La figure 6 donne le nombre des principaux types de fractures et leur pourcentage, pour les mandibules d'insectivores et chiroptères du niveau VI. Dans le matériel fossile, 23,82 % des mandibules sont entières, ce qui est nettement plus élevé que le pourcentage des mandibules de rongeurs. Comme pour les crânes, ceci est probablement dû à une préservation différentielle. Ce pourcentage s'élève jusqu'à 57,98 % si on ne tient plus compte des cassures sur les processus. Le processus angulaire, qui est le plus fin, donc le plus fragile, est souvent cassé.

De nombreuses différences dans la préservation des restes crâniens et mandibulaires sont donc

observées dans ce site pourtant récent. Les implications de cette conservation différentielle seront discutées plus loin.

En ce qui concerne les principaux os longs, la figure 7 donne les pourcentages de fragmentation des fémurs, humérus, ulna, tibia pour chaque type de fracture. Le pourcentage de chaque catégorie (complet, partie proximale, diaphyse et partie distale) a été calculé à partir de l'effectif total. Pratiquement la moitié des humérus sont entiers, ce qui représente la proportion maximale pour ces quatre os. Les ulnae, eux, sont les plus fragmentés pour 75 % d'entre eux. Les parties proximales des fémurs, ulnae et tibiae sont les plus nombreuses parmi le matériel fragmenté, tandis que pour les humérus ce sont les parties distales et pour les tibiae les diaphyses.

En ce qui concerne les os plats, aucune scapula et aucun pelvis ne sont trouvés entiers (Tableau 2). La partie distale de la scapula est toujours altérée, le bord caudal de l'ischion est toujours absent du pelvis, le pubis et l'ischion disparaissent souvent avant le pubis. Les côtes sont extrêmement fragmentées, contrairement aux petits os compacts tels que les astragales, calcaneums et phalanges.

D'après ce que laisse entrevoir la fragmentation des mandibules et des os post-crâniens, le matériel du Monte di Tuda a subi une fragmentation très importante. Andrews (1990) soulignait déjà ce fait en insistant sur la fragilité des os dans les sites fossiles et la quantité d'agents pouvant les fracturer après la prédation. L'étude comparative de la fragmentation des éléments crâniens des rongeurs Murinae et des Crocidurinae montre l'importance des phénomènes de conservation différentielle.

Analyse des altérations de surface

L'étude de la surface des os et des fractures à la loupe binoculaire et au M.E.B. permet d'observer d'une part l'existence de traces de digestion, et, d'autre part, renseigne sur les altérations post-prédation subies par les ossements fossiles.

Digestion

Les traces laissées sur les dents et les os par la digestion commencent à être bien connues. Andrews (1990), Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) ont défini des grades de digestion pour les incisives, les molaires et le post-crânien. La proportion de restes dentaires digérés pour chaque grade permet de classer les prédateurs en cinq grandes catégories (Tableau 3). Quelques observations supplémentaires des caractéristiques de la digestion ont été faites sur des pelotes de chouette effraie (catégorie 1), de chouette hulotte (catégorie 3), du faucon crécerelle (catégorie 4), de mangouste (catégorie 5), afin de permettre une meilleure comparaison avec les restes du Monte di Tuda (Fig. 8). Les photographies présentées ici aident à la reconnaissance des traces de digestion des grades modérés et forts. Pour les exemples de digestion légère, se reporter à Andrews (1990).

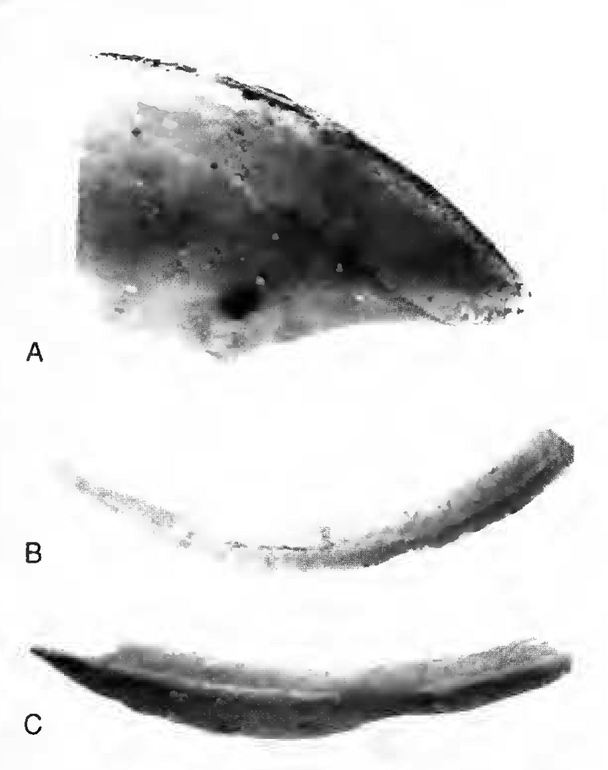


Fig. 8. — Exemples de digestion des incisives provenant de pelotes de régurgitation de différents prédateurs. **A**, incisive supérieure de rongeur provenant de pelote de *Tyto alba* (x 41,3). Les incisives de rongeurs digérées par la chouette effraie ne portent que rarement de telles traces d'altération. En effet, lorsqu'elles sont affectées par les sucs digestifs, c'est en majorité de façon très légère (catégorie 1). On peut y voir que l'émail de l'incisive est altéré en surface et que le bord qui le sépare de la dentine est ondulé. **B**, la chouette hulotte (*Strix aluco*), qui appartient à la catégorie 3, a réalisé une digestion de grade modéré à fort sur l'incisive présentée sur cette photo (x 8,9). On voit bien l'ondulation de la dentine. **C**, incisive inférieure de rongeur provenant de pelotes de *Falco tinnunculus* (catégorie 4). Le grade de digestion est fort (x 8,9).

TABLEAU 3. — Catégories de digestion des prédateurs aviens et mammaliens. Les valeurs des pourcentages des molaires et des incisives digérées sont les minimales et les maximales observées pour chaque catégorie d'après Andrews (1990).

CATÉGORIE DE DIGESTION	DIGESTION DES MOLAIRES	DIGESTION DES INCISIVES
1 Digestion absente à minimale molaires : 0-3 % incisives : 8-13 %	*Asio otus, A. flammeus* *Tyto alba* *Bubo lacteus*	*Asio flammeus* *Tyto alba* *Nyctea scandiaca*
2 Digestion modérée molaires : 4-6 % Incisives : 20-30 %	*Bubo africanus* *Strix nebulosa* *Nyctea scandiaca*	*Bubo lacteus* *Strix nebulosa* *Asio otus*
3 Digestion forte molaires : 18-22 % incisives : 50-70 %	*Bubo bubo* *Strix aluco*	*Bubo bubo, B. africanus* *Strix aluco, Athene noctua*
4 Digestion très forte molaires : 50-70 % incisives : 60-80 %	*Athene noctua* *Falco tinnunculus* *Falco peregrinus*	*Falco tinnunculus* *Falco peregrinus*
5 Digestion extrême molaires : 50-100 % incisives : 100 % dentine corrodée	*Milvus milvus* *Circus cyaneus* *Buteo buteo*	*Circus cyaneus* *Buteo buteo*

La totalité des incisives de la concentration fossile du Monte di Tuda (*in situ* et isolées) a été observée. Il apparaît que la plupart des incisives présentent des traces de digestion légère telles qu'elles ont été décrites par Andrews (1990) et Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) (Fig. 9A-D, Tableau 4). Dans ce cas, soit la digestion affecte légèrement toute la surface de l'émail, soit elle se concentre seulement sur la pointe de l'incisive où l'émail est enlevé. Seulement cinq incisives supérieures montrent un grade plus élevé de digestion, mais toujours de façon modérée (Fig. 9E). Les incisives isolées du matériel sont souvent altérées à leur extrémité occlusale seulement (comme le montre, par exemple, la figure 9C). Cela permet d'affirmer que la séparation des mâchoires s'est faite après leur dépôt. Le pourcentage de digestion estimé est un peu plus élevé pour les incisives inférieures, mais il ne dépasse jamais 6 %.

Les molaires de l'échantillon du Monte di Tuda sont bien conservées et aucune (rongeur ou insectivore) ne présente de traces d'altération par les sucs digestifs. Les quatre molaires attribuées au taxon endémique *Rhagamys orthodon* et celle de *Tyrrhenicola henseli* ne présentent pas non plus de traces de digestion.

De par le faible taux de digestion observé sur les dents, seules les têtes fémorales ont été étudiées car il est plus facile d'y reconnaître les altérations des sucs digestifs (Fig. 10). Dans le matériel du Monte di Tuda, les attaques digestives sur les

TABLEAU 4. — Digestion des incisives du niveau VIo du Monte di Tuda.

Dent	Dents digérées	NR total	% estimé
Incisive sup. isolée	42	756	5,55
Incisive inf. isolée	43	741	5,80
Incisive sup. *in situ*	2	84	1,19
Incisive inf. *in situ*	18	312	5,13
Total	102	1893	5,39

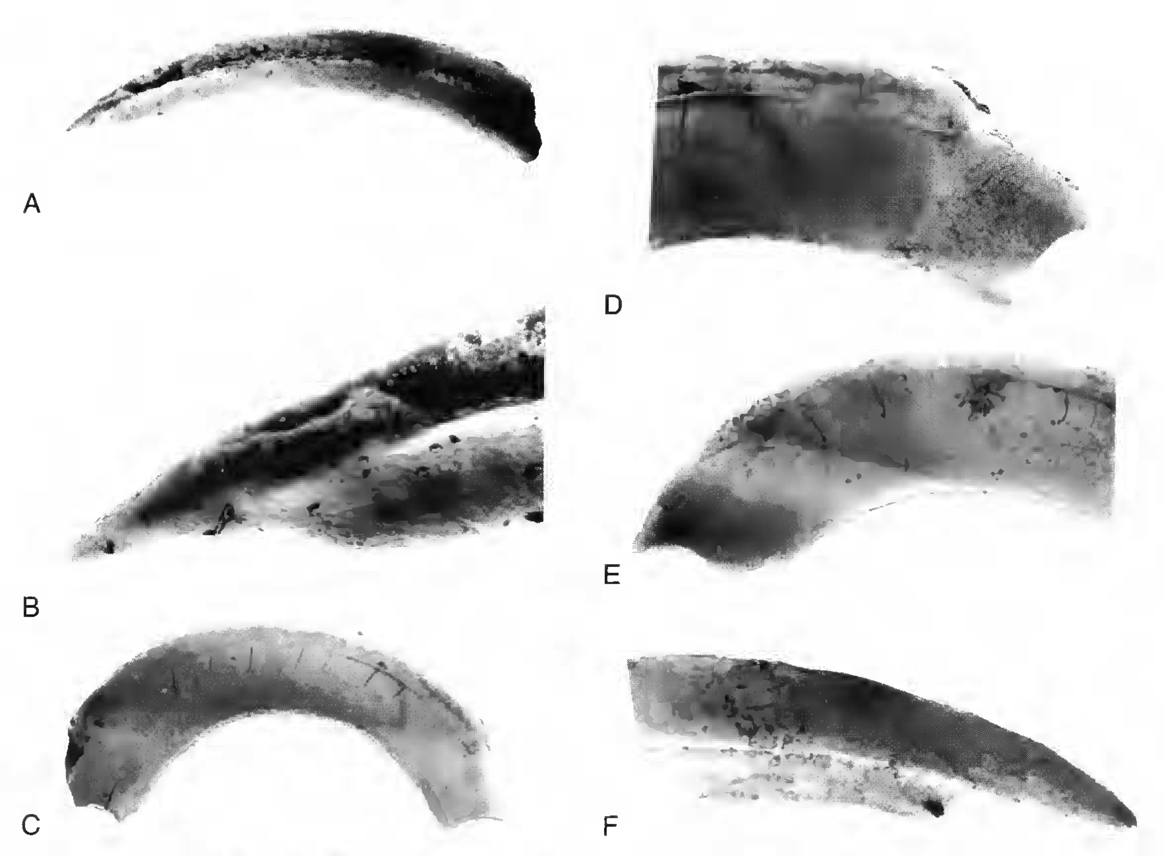


FIG. 9. — Traces de digestion sur les incisives fossiles du niveau VI du monte di Tuda. **A**, incisive inférieure de rongeur (x 8,9). **B**, agrandissement de la photo précédente (x 41,3). L'émail a été affecté par une digestion légère. **C**, incisive supérieure (x 11,8). **D**, agrandissement de la photo précédente (x 26,6). La digestion légère s'est limitée à l'extrémité antérieure de la dent. Elle était donc en place lors de l'attaque digestive. **E**, incisive supérieure de rongeur (x 17,7). Grade de digestion modéré. **F**, incisive supérieure de rongeur (x 17,7). Il est difficile de reconnaître l'origine de cette altération (digestion ou attaque chimique ?).

extrémités proximales des fémurs sont très légères. La figure 11A-B montre que la digestion a effectué sur la tête fémorale une sorte de polissage qui donne aux circonvolutions de l'os spongieux un aspect émoussé. Cet aspect ne peut être confondu avec celui provoqué par l'action du sol qui laisse des crêtes d'os très aiguës (Fig. 11C). Les 560 fémurs de l'échantillon ont été observés et trois seulement ont présenté la configuration décrite plus haut. Le pourcentage de fémurs digérés pour l'échantillon est donc de 0,54 %, ce qui est plus faible que ceux donnés par Andrews pour la catégorie 1 des prédateurs.

Il n'a pas été observé de cassures typiques de la digestion (Fig. 12C), on peut donc penser que les cassures post-dépositionnelles sont nombreuses et d'origines variées, certaines pouvant être induites par le tamisage.

MODIFICATIONS POST-DIGESTION

Andrews (1990) et Fernandez-Jalvo (1992) ont énuméré la liste des modifications pouvant se produire après le processus de digestion, certaines de ces altérations commencent à être bien connues (Fernandez-Jalvo 1992).

Observation des fractures

Ces observations se sont portées sur 200 fémurs et humérus de l'échantillon. Il apparaît que 78,5 % des cassures sont caractérisées par des arêtes franches liées à des altérations physiques (Fig. 13A). Ces cassures ont l'air fraîches et pourraient avoir été engendrées par le tamisage bien que celui-ci se soit fait sous l'eau en deux étapes (2 et 1 mm). Parmi les 21,5 % qui restent, on a pu déterminer deux sources de fragmentation :

– celles qui sont survenues par suite d'altérations

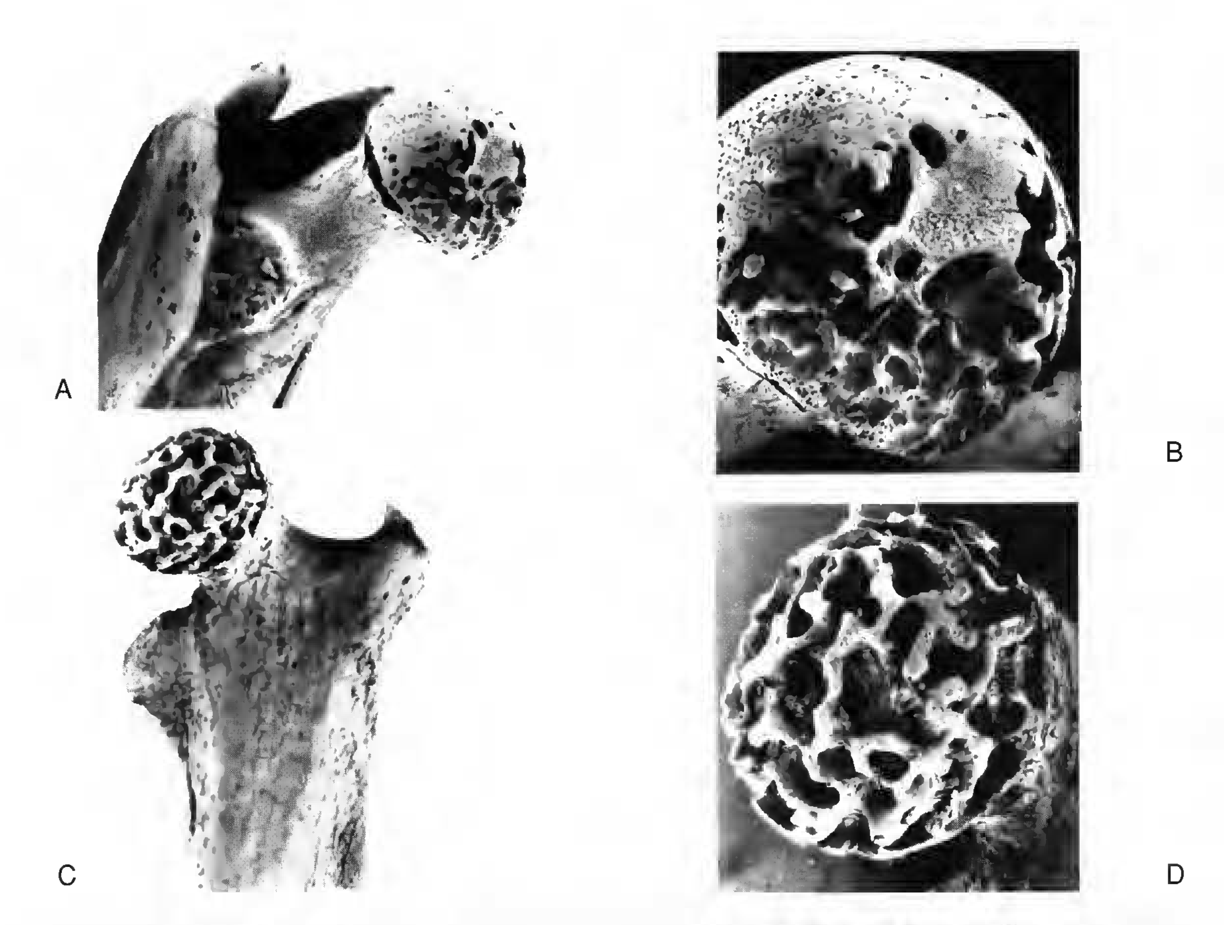


FIG. 10. — Exemples de digestion des os longs de rongeurs provenant de pelotes de rapaces. **A**, digestion modérée de l'extrémité proximale d'un fémur issu d'une pelote de chouette effraie (x 17,7). Ce grade de digestion est peu fréquent chez *Tyto alba* où domine plutôt une digestion de type léger. **B**, détail de la photo précédente (x 41,3). Les crêtes de l'os spongieux ont un aspect émoussé typique de la digestion. **C**, digestion modérée sur une extrémité proximale de fémur provenant de pelotes de chouette hulotte (catégorie 2) (x 17,7). Toute la digestion est concentrée sur les épiphyses. **D**, détail de la photo précédente (x 41,3).

chimiques (Fig. 13B) ;
– celles engendrées par les attaques des radicelles qui peuvent provoquer le morcellement des os (Fig. 13C). Ces deux types d'altération seront décrits plus loin.

Observation des altérations

Piétinement (trampling). Du fait de son accès difficile, parce qu'il est situé sous une falaise et ouvre à 3 m au-dessus de l'éboulis, l'abri du Monte di Tuda n'a pu être fréquenté par de grands mammifères, ce qui réduit considérablement toute fréquentation humaine. On observe cependant quelques traces de piétinement sur les os des micromammifères, dont certaines auraient pû être provoquées très récemment par les fouilleurs. Ces altérations sont plus visibles sur les diaphyses des os long, c'est pourquoi les observations ont porté sur les fémurs et les humérus contenus dans l'échantillon.

La figure 14A montre, sur la diaphyse d'un fémur, différents groupes de stries parallèles, à droite des traces de racines. La figure 14B est un agrandissement de ces stries. On voit bien que suivant la forme de l'objet sur lequel l'os a frotté, les stries sont plus ou moins larges.

L'observation de 200 fémurs et 200 humérus (100 entiers et 100 cassés pour chacun d'entre eux) sous loupe binoculaire montre un pourcentage de 10,5 % d'os altérés pour les fémurs et humérus entiers contre 21,5 % d'altérations sur les os déjà cassés. D'après ces observations, les ossements cas-

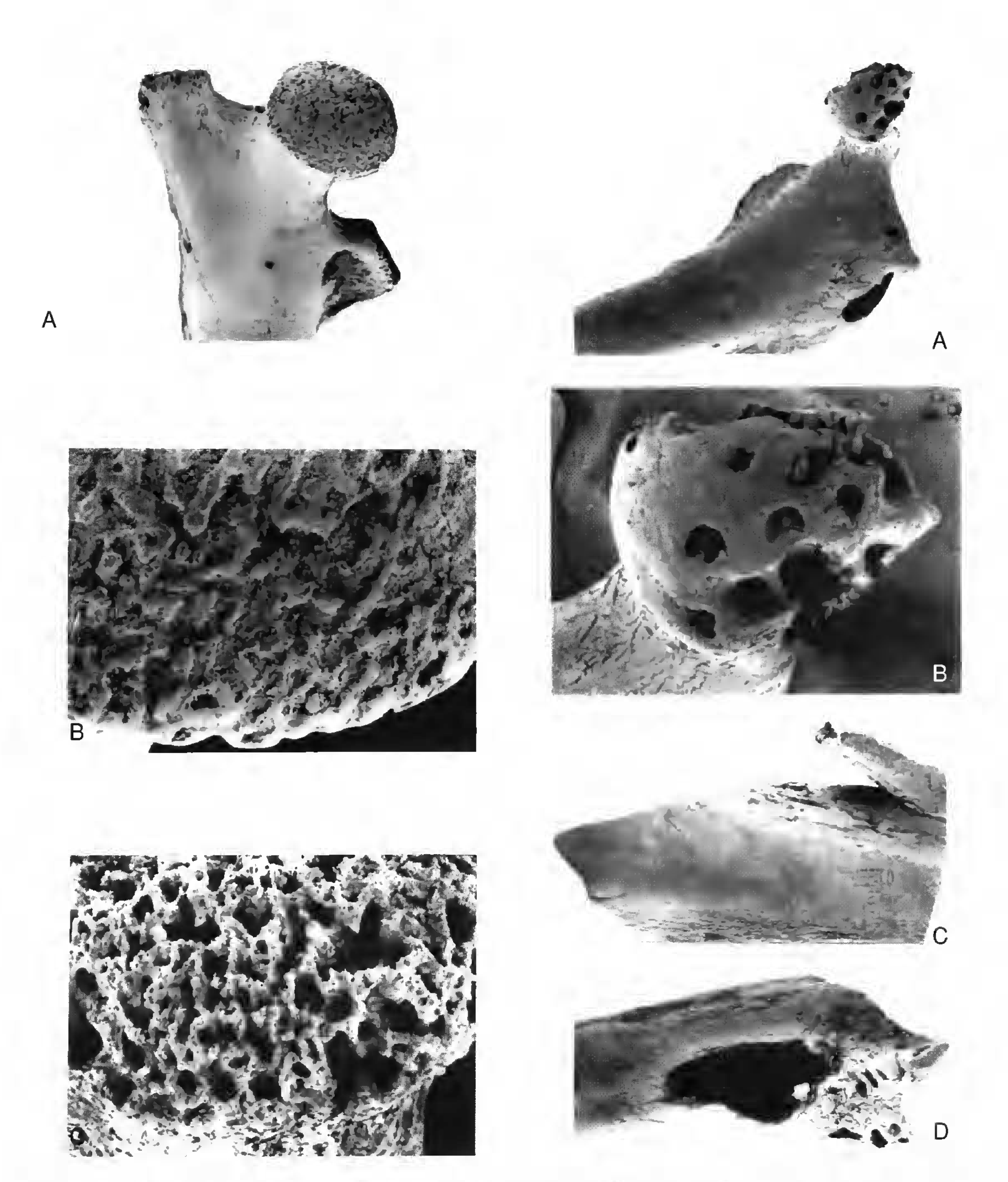


FIG. 11. — Traces de digestion sur les os longs fossiles du niveau VIo du Monte di Tuda. **A**, extrémité proximale d'un fémur (x 8,6). L'altération digestive est faible mais étendue à toute la région épiphysaire. **B**, agrandissement de la tête de fémur de la photo A (x 59). Les crêtes de l'os spongieux ont un aspect émoussé. **C**, tête de fémur ayant subi une dissolution dans le sol (x 41,3). La zone de l'épiphyse est beaucoup plus rugueuse, les crêtes sont acérées et non émoussées comme sur la photo précédente.

FIG. 12. — **A**, grade de digestion fort à extrême sur une extrémité proximale de fémur issu d'une pelote de *Falco tinnunculus* (catégorie 4). La diaphyse est affectée en totalité, une partie de la tête a disparu (x 17,7). **B**, détail de la photo précédente (x 41,3). **C**, digestion forte sur un tibia-fibula provenant de fecès de mangouste (catégorie 5) (x 11,8). La digestion a altéré la diaphyse de l'os qui présente de fines fissures. Les bords des cassures sont émoussés. **D**, partie distale du tibia-fibula de la photo **C** (x 11,8).

sés ont subi des frottements plus importants. Mais il n'est pas évident que le piétinement soit la cause de toutes les fracturations et des striations observées ici. D'après Andrews (1990), les cassures causées par ce type d'altération sont assez faibles pour les os longs mais très importantes pour les mandibules. Les ossements du Monte di Tuda ont tous été récoltés par tamisage; les effets de ce dernier ne sont pas connus de façon quantitative, mais il est certain que certaines des cassures aux arêtes fraîches peuvent lui être attribuées.

Exposition aérienne aux intempéries du climat (weathering). Certains os longs de l'échantillon sub-fossile montrent de fines fissures le long des fibres de collagène, visibles seulement en fort grossissement (Fig. 15A, sur laquelle on peut voir les fissures sous les traces de piétinement).

L'extrémité proximale d'un fémur (Fig. 16) montre aussi ce type de fissuration, même sur l'articulation. Les fentes les plus larges ont été exagérées par le vide du microscope électronique à balayage. Pourtant on peut voir de fines craquelures qui suivent la structure haversienne de l'os. Ces fines fissures ne sont visibles que sous fort grossissement, il n'a donc pas été possible de calculer un pourcentage de ce type d'altération sur le post-crânien.

Certaines incisives, en très faible proportion (1,2 %), ont perdu une partie de leur émail qui s'est fracturé de façon nette. Parfois, il y a séparation de la dentine et de l'émail. Un nombre beaucoup plus important de molaires présente des fissurations (17,66 %). La figure 17 montre la première molaire supérieure d'un rat avec des craquelures. D'après Andrews (1990), cela vient du rétrécissement différentiel de l'émail et de la dentine lors de l'exposition aux intempéries climatiques et indique que ce matériel aurait été exposé aux agents atmosphériques durant une période allant de zéro à cinq ans (Andrews 1990).

D'après les études antérieures (Vigne comm. pers.), lors de la mise en place du niveau VI, le porche est largement ouvert. La grotte offre tout de même une certaine protection aux intempéries. Par exemple, bien qu'exposée au sud, elle reste à l'ombre en été (Vigne *et al.* sous presse). Or les rayons du soleil provoquent une forte altération macroscopique sur les surfaces exposées des éléments squelettiques (Tuross *et al.* 1989). À cause de ces conditions de protection, la durée d'exposition des os à l'air libre reste incertaine. Elle a néanmoins eu lieu, et dans un milieu probablement pas trop sec.

Transport. On a vu que le pourcentage de représentation n'a pas mis en évidence une sélection du matériel osseux. Aucune observation de polissage des os ne permet d'indiquer qu'il y a eu transport par l'eau. Le sédiment du niveau 1a est un silt organique et ne montre pas du tout de signes de ruissellement.

Influence du pH. D'après les expériences effectuées par Fernandez-Jalvo (1992), les altérations liées au pH sont identifiables. En effet, sur les dents d'une mandibule ayant séjourné dans de l'acide chlorhydrique à 50 %, l'émail est plus fortement affecté que la dentine. Par contre, au contact d'une base forte, l'émail des dents reste

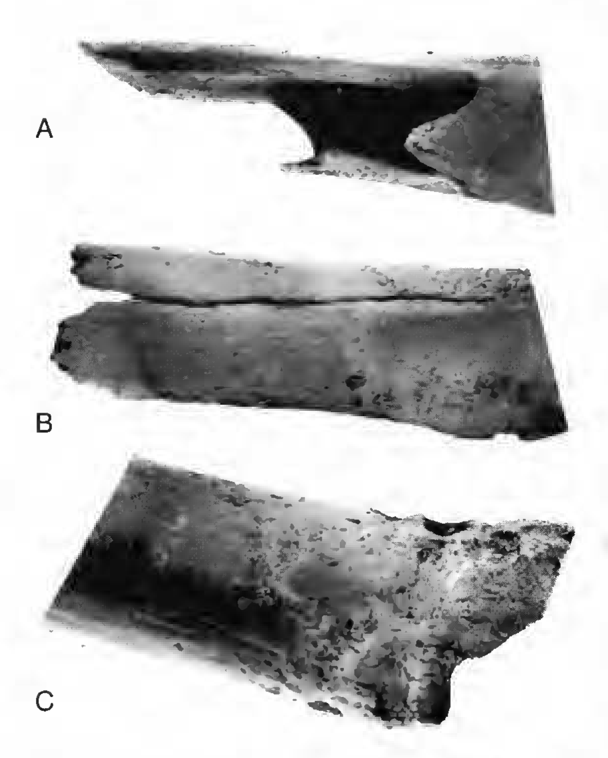


FIG. 13. — Observation des cassures sur les ossements du Monte di Tuda. **A**, Humérus cassé (x 17,7). La cassure aux arêtes aiguës a été provoquée par des forces physiques postérieures à la fossilisation. **B**, cassure d'un fémur liée à une altération chimique du sol (x 8,9). Les arêtes de cette cassure sont irrégulières. **C**, fémur altéré par l'action des racines (x 17,7).

intact et seule la dentine montre des fissures en mosaïque. Dans ce dernier cas, la surface de la mandibule montre une forte desquamation. Cette dernière se différencie des desquamations provoquées par les agents météorologiques. En effet elle ne s'accompagne pas de crevasses longitudinales qui caractérisent les premiers stades d'altération par le climat.

Dans le matériel du Monte di Tuda, on trouve des altérations comparables à celles décrites en condition de milieu basique par Fernandez-Jalvo (1992). La figure 18A montre une incisive dont la dentine est très altérée et s'écaille en mosaïque. Le même type de desquamation est visible sur la diaphyse d'un fémur (Fig. 18B). Ces altérations concernent 9,33 % du matériel. D'après Fernandez-Jalvo (1992), les altérations de milieu basique sont plus fréquentes dans des grottes s'ouvrant dans la roche calcaire. Les conditions de pH élevé y sont plus constantes que dans d'autres milieux. Or la grotte du Monte di Tuda s'ouvre dans du calcaire triaso-liasique (Vigne comm. pers.).

Malgré tout, il existe dans l'échantillon des altérations similaires à la corrosion d'un sol acide. La figure 18C en donne un exemple avec l'extrémité proximale d'un fémur très altéré montrant une surface décapée (détail sur la Fig. 18D). Cet aspect paraît similaire à celui obtenu lors d'une attaque d'acide organique (Andrews 1990). 12,66 % des os présentent ce type d'altération qui est à mettre en relation avec les altérations dues aux racines et la présence d'acides humiques du sol.

Modifications chimiques d'origine organique. Des traces de racines sont observables sur la presque totalité des ossements. Seuls certains éléments parmi les petits os (quelques vertèbres ou phalanges) en sont dépourvus. Ces traces présentent des formes concaves et très variables. Elles prennent sur les os une couleur brune qui les rend très visibles à l'œil nu. Les racines altèrent aussi bien la surface osseuse (Fig. 19A) que l'émail ou la dentine (Fig. 19B). Les morcellements produits par ces altérations peuvent se superposer et produire des cassures, comme le montre la figure 13C. Parfois les racines pénètrent au centre de la cavité médullaire des os longs en perforant l'os aux épiphyses ou en faisant des trous circulaires dans la diaphyse. À un fort grossissement (Fig. 19C) on voit bien la trace superficielle de la racine qui s'agrandit jusqu'à la perforation. Ces trous sont petits, ne dépassant pas 0,3 mm de diamètre. À un très fort grossissement, une trace de racine montre de fines formes tubulaires (rhizolithes) qui pénètrent l'os profondément (Fig. 19D).

Il a été observé sur les os du Monte di Tuda des tâches noirâtres de manganèse. 26 % des fémurs et humérus possèdent des tâches éparses n'atteignant qu'un peu plus d'un millimètre d'épaisseur. Ces traces de manganèse indiquent la présence d'eaux stagnantes ou d'un sol humide (Fernandez-Jalvo 1992).

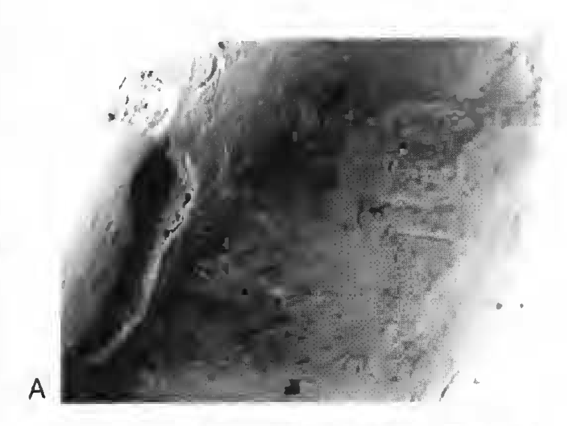




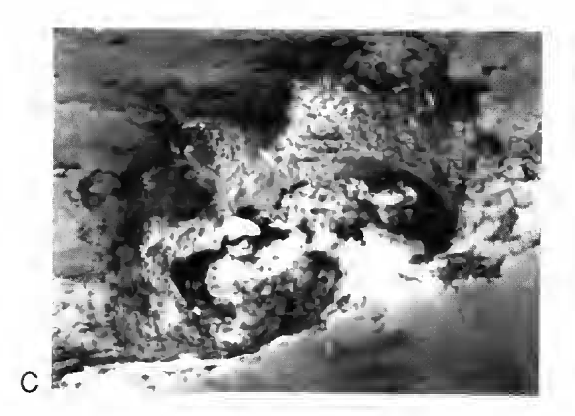
FIG. 14. — Autres altérations sur les ossements du niveau VIb du Monte di Tuda. **A**, diaphyse d'un fémur sur laquelle apparaissent les traces de piétinement (x 41,3) ; à gauche de la photo on remarque la trace laissée par l'action des racines. **B**, détail de la photo précédente dans la zone des stries parallèles caractéristiques du piétinement (x 177).



A



B



C

FIG. 15. — **A**, diaphyse d'un fémur montrant sous les traces de piétinement (stries parallèles) de fines fissures qui suivent la structure de l'os attribuées à l'exposition au climat (x 88,5). **B**, fémur très altéré par les trous de racines (x 11,8). **C**, détail de la photo précédente (x 118).

DISCUSSION

DÉTERMINATION DU PRÉDATEUR

En ce qui concerne la représentation squelettique et la fragmentation des restes osseux de la fraction VIo de la couche 1a du Monte di Tuda on observe un pourcentage de représentation moyen faible (PR = 30,69 %), et un pourcentage de fragmentation très élevé (PF = 74 %). Cette dernière valeur est classique pour les sites fossilifères où les taux de fragmentation sont souvent très élevés (Andrews 1990). On a vu que le taux de fragmentation ne résulte pas uniquement de l'ingestion ou de la digestion, mais aussi des altérations post-mortem (piétinement, tamisage, action des racines). Il est cependant difficile de séparer la part de chacun de ces facteurs et il est donc difficile d'utiliser ce critère pour déterminer le prédateur responsable de l'accumulation du Monte di Tuda.

Le nombre de maxillaires isolés ou associés aux crânes permet dans certains cas de caractériser les grands types de prédateurs selon Andrews (1990). Reflétant le mode d'ingestion du prédateur, il représente un critère parmi les autres. Ainsi, pour les mammifères carnivores aucun maxillaire associé au crâne n'est présent ; pour les rapaces diurnes le pourcentage de cette même association est de 5 à 9 % de maxillaires sur le crâne. Pour les rapaces nocturnes (à l'exception d'*Athene noctua*, 0 %) le pourcentage est de 17 à 58 % de maxillaires en connection. Seuls les insectivores du Monte di Tuda possèdent des maxillaires en connection et ce taux y atteint 48,8 %, une valeur caractéristique des rapaces nocturnes. Si on inclut les Murinae, ce pourcentage tombe à 9,67 %, ce qui est proche des valeurs données par les rapaces diurnes.

Pour les rongeurs, les insectivores et les chiroptères sub-fossiles, 8,44 % des mandibules sont entières (catégorie avec les trois processus, sans tenir compte des molaires). D'après Andrews (1990), ce pourcentage est trop élevé pour les assemblages de mammifères carnivores (0 %), pour les rapaces diurnes (2 à 4 %), ainsi que pour le strigiforme *Athene noctua*, la chouette chevêche (0 %), actuellement présente en Corse. Parmi les rapaces nocturnes étudiés par Andrews, seules les pelotes de *Bubo africanus* donnent un pourcentage équivalent (7 %) ; or cet oiseau n'est



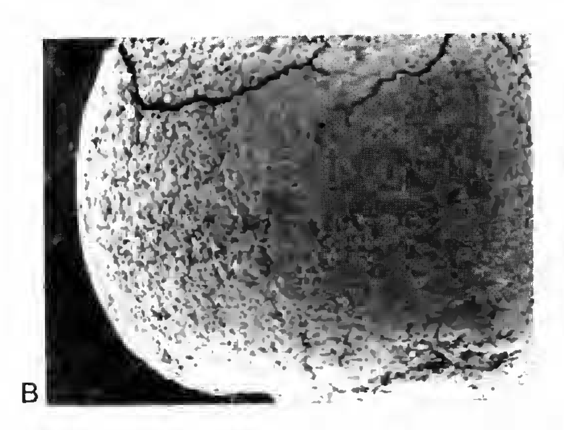


FIG. 16. — **A**, extrémité proximale d'un fémur très altéré par les agents atmosphériques et les racines (x 17,7). **B**, détail de la photo A (x 59), les craquelures sont caractéristiques de l'exposition au climat.

pas européen. Pour les assemblages des autres prédateurs, 19 à 89 % des mandibules sont intactes, ce qui est nettement plus élevé que le pourcentage calculé pour les restes sub-fossiles du Monte di Tuda.

Les résultats de l'étude de la fragmentation et de la représentation osseuses donnent des résultats contradictoires en fonction du type de proie ou du critère considéré. Ces critères ne sont donc pas suffisants pour conclure à l'origine du prédateur du Monte di Tuda. Par contre, les traces de digestion sur les dents et les fémurs indiquent que nous avons bien affaire à une concentration provenant d'une coprocœnose de rapace nocturne. En effet, les grades de digestion observés sont faibles et la proportion d'éléments altérés est minimale (6 % d'incisives, 0 % de molaires, 0,54 % de fémurs montrant des traces de digestion). Ces valeurs rejoignent celles déterminées pour les rapaces nocturnes de la catégorie 1 d'Andrews (1990). Un très faible nombre de dents présente des altérations digestives un peu plus prononcées (digestion modérée). Ceci peut être la conséquence de la digestion par un jeune oiseau, ou bien d'une meilleure exposition aux sucs digestifs. En effet, ces dents sont altérées sur toute la surface de l'émail, ce qui prouve qu'elles étaient séparées des mâchoires pendant la digestion.



FIG. 17. — Première molaire supérieure de *Rattus* présentant des fissurations de l'émail et de la dentine attribuées à l'exposition au climat (x 17,7).

Les rapaces nocturnes actuels de Corse entrant dans la catégorie 1 d'Andrews (sur la base de la digestion) sont : la chouette effraie (*Tyto alba*), le hibou des marais (*Asio flammeus*), le hibou moyen duc (*Asio otus*). *Tyto alba* est la chouette qui produit le moins de modifications et correspond, pour tous les critères établis par Andrews (1990, classification générale prenant en compte, en plus de la digestion, les modifications des restes osseux), à la catégorie 1. Par contre, le hibou des marais et le moyen-duc montrent des différences dans le taux de cassures crâniennes et mandibulaires et la perte des éléments distaux postcrâniens (Andrews 1990). *Asio otus* est classé plus souvent dans la catégorie 2 d'Andrews qu'*Asio flammeus*. Les restes du Monte di Tuda montrent une surfragmentation trop importante pour que l'on puisse comparer directement les proportions

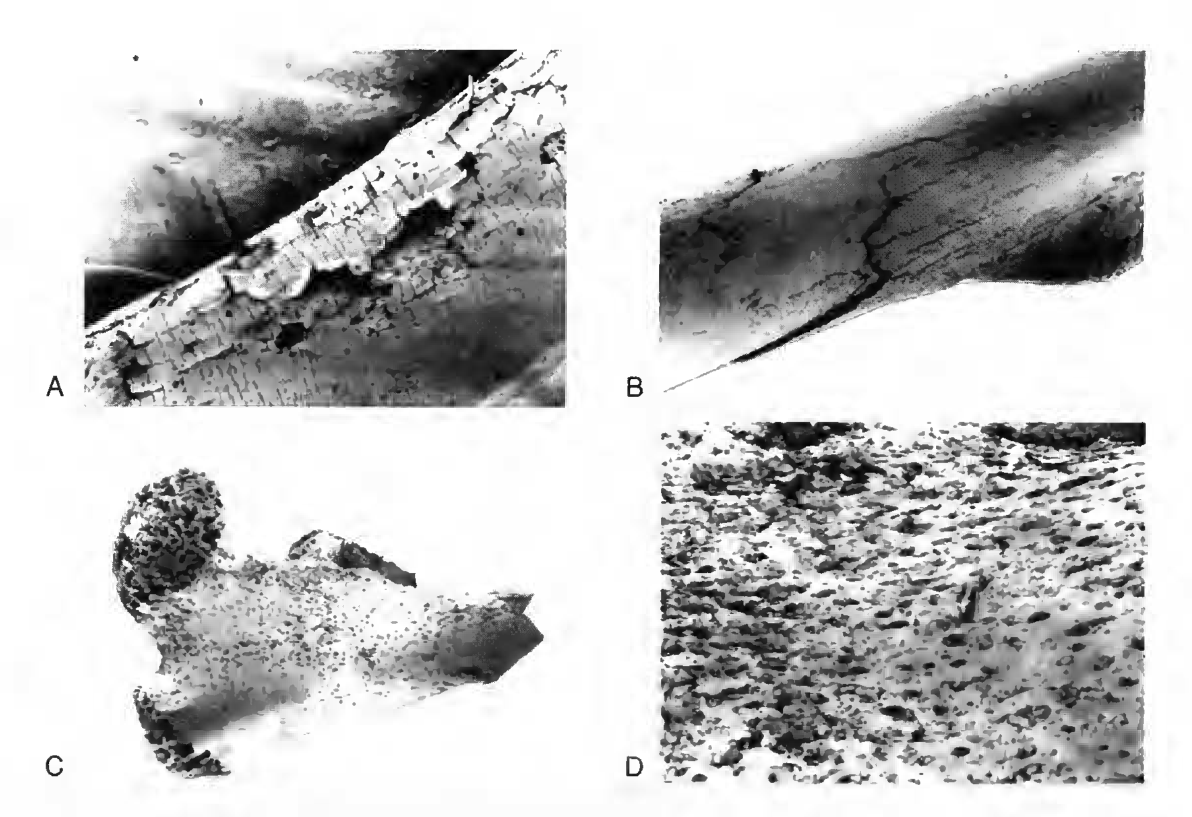


FIG. 18. — Altérations chimiques sur les ossements du niveau VI du Monte di Tuda. **A**, incisive supérieure de rongeur (x 59). La dentine présente des craquelures en mosaïques et s'écaille. Ceci est attribué à une corrosion par un sol basique ou alcalin. **B**, desquamation de l'os sur la diaphyse d'un fémur due aux intempéries climatiques et montrant des différences par rapport aux craquelures produites par l'environnement alcalin (x 17,7). **C**, fragment proximal d'un fémur très altéré par le pH acide du sol (x 8,9). **D**, détail de la photo C (x 41,3).

des éléments squelettiques à ces trois prédateurs. Cependant, le très faible taux d'incisives digérées, trouvées au Monte di Tuda (moins de 6 %), est très similaire à celui de *Tyto alba* (5 %) et plus éloigné de celui d'*Asio flammeus* (13 %) et d'*Asio otus* (27 %). De même les grades de digestion correspondent plutôt à *Tyto alba*.

La détermination taxonomique du matériel de l'échantillon de la fraction VI met en évidence la présence de neuf espèces de rongeurs, insectivores et chiroptères (Tableau 5). Le nombre de mandibules, de maxillaires et de dents isolées est donné pour chaque espèce, ainsi que le nombre minimum d'individus et son pourcentage dans l'échantillon. L'examen de la liste faunique apporte des renseignements supplémentaires sur le prédateur de la catégorie 1 d'Andrews responsable de l'accumulation du Monte di Tuda. En effet, parmi les trois prédateurs possibles suggérés par l'analyse de la digestion, deux sont des prédateurs sélectifs. *Asio otus* exclut les crocidures de son régime et *A. flammeus* sélectionne exclusivement les campagnols. Les campagnols sont absents de Corse, et *A. flammeus* est actuellement très rare en Corse (Thibault 1983) où il ne nicherait que sur le littoral oriental. Son régime alimentaire n'est pas connu. Les Crocidurinae, très bien représentés dans le niveau VI du Monte di Tuda, confirment l'élimination d'*A. otus*. Par contre, l'absence de campagnols en Corse ne permet pas d'écarter totalement la présence d'*Asio flammeus*. Seul le critère de digestion permet donc de conclure à la prédation par *Tyto alba* de micrommamifères du Monte di Tuda.

CONSERVATION DIFFÉRENTIELLE ET FOSSILISATION

Des modifications préférentielles des ossements

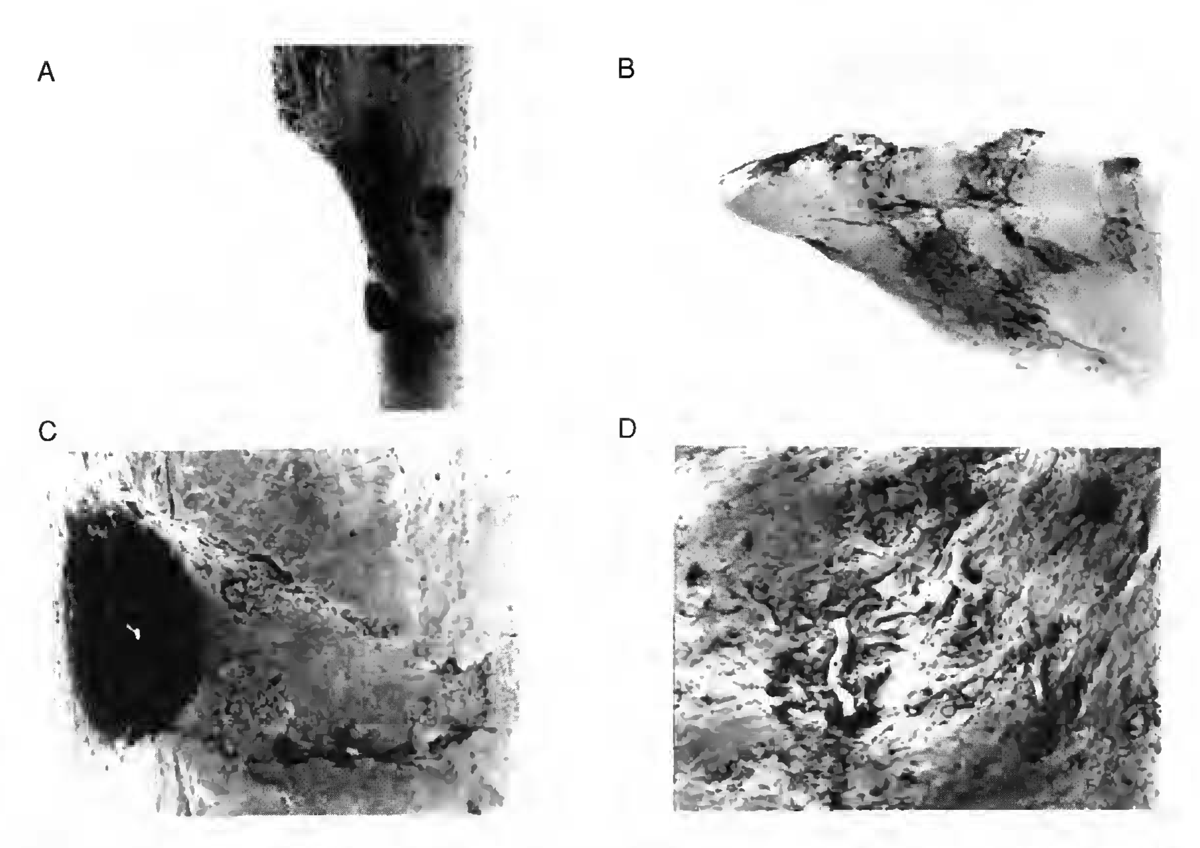


FIG. 19. — Altérations chimiques d'origine organique sur les ossements du niveau VI du Monte di Tuda. **A**, traces de racines sur la diaphyse d'un fémur (x 17,7). **B**, traces de racines sur l'émail et la dentine d'une incisive supérieure de rongeur (x 26). **C**, détail de la photo A (x 88,5). **D**, fines formes tubulaires pénétrant dans l'os (myceliums, radicelles calcifiées ou rhizolithes ?) (x 177).

ont été observées dans des pelotes de régurgitation de rapaces (Denys *et al.* sous presse). Elles s'observent au niveau des taxons et de certains éléments squelettiques plus robustes ou plus denses (Lyman *et al.* 1992) que d'autres. La conservation différentielle est une des causes probables de fossilisation préférentielle de certains taxons et ossements. En effet, même si l'on retrouve rarement des restes crâniens fossilisés de micromammifères, la destruction préférentielle des maxillaires et des mandibules de certaines espèces favorisera la dispersion des molaires et des incisives qui, une fois sorties des alvéoles, seront encore plus facilement mobilisées ou détruites lors des processus de fossilisation et de diagénèse. Il a d'ailleurs été montré (Andrews 1992) que les incisives et les molaires *in situ* montrent une digestion moins étendue et plus légère que les molaires isolées. Les biais supplémentaires introduits dans les listes fauniques fossiles par la conservation différentielle ne sont pas faciles à estimer. Denys *et al.* (sous presse) ont par exemple montré le taux de conservation préférentiel des crânes des Gerbillinae par rapport à ceux des Murinae dans des pelotes de régurgitation de *Bubo bubo ascalaphus* en Algérie avec les conséquences sur l'interprétation du paléoenvironnement (milieu plus aride et plus ouvert qu'en réalité). Il a donc été fait ici la même recherche en séparant les crânes et les mandibules de Crocidurinae de ceux des Murinae.

Tout d'abord, il est à noter qu'il n'existe dans le niveau VIo du Monte di Tuda aucun élément crânien en connection pour les Murinae alors qu'on observe 18,6 % de demi-crânes chez les Crocidurinae (ayant perdu uniquement la boîte crânienne). Dans l'ensemble, les rangées dentaires sont bien conservées chez les Murinae ainsi

que l'apophyse zygomatique. Les mandibules sont intactes chez 1,2 % des Murinae contre 23,8 % des Crocidurinae. Chez les Murinae, c'est la partie avant de la mandibule qui résiste le mieux, cette dernière étant plus fragile à l'arrière des M3 dans la zone des processus articulaires. Il en est de même chez les Crocidurinae, bien que les processus angulaires soient d'apparence plus robuste. Pour les Murinae il y a seulement 7,5 % des mandibules sans molaires contre 0 % pour les crocidures. Chez *Eliomys*, aucune des dents ne subsiste sur les maxillaires tandis que 2 des 17 mandibules possèdent encore une molaire en place. Chez *Rattus*, 8 des 26 maxillaires possèdent encore au moins une molaire contre plus de la moitié des mandibules (12 sur 23).

En ce qui concerne la conservation des os, il semble que le radius soit le moins bien représenté (moins bonne représentation que les fémurs et les tibia-fibulae). Il s'agit du plus petit et du moins robuste des os longs. L'humérus est le mieux représenté des os longs du niveau VI du Monte di Tuda.

Ces différences dans la conservation des restes osseux de l'un ou l'autre des taxons de micromammifères sont importantes. La destruction des restes crâniens de Murinae est forte pour un assemblage assez récent provenant de pelotes de *Tyto alba* et témoigne des altérations secondaires importantes pouvant intervenir peu de temps après la prédation et au tamisage. Cela montre, que les restes de Crocidurinae résistent mieux aux altérations post-prédation et leur représentation dans la liste faunique du niveau VIo pourrait être légèrement meilleure (par rapport à la faune initiale) que celle des Murinae. L'examen de la liste faunique tend vers le même sens. Ceci devrait être encore plus marqué pour des sites plus anciens. De plus, selon Andrews (1990), les molaires de Crocidurinae résistent mieux à la digestion que celles des Murinae. Ces comportements différentiels doivent influer sur les processus ultérieurs de fossilisation, mais leurs effets ne sont pas encore bien connus.

Modifications post-prédation et formation du site

D'après les résultats de l'observation des cassures et de leur abondance, on constate une nette surfragmentation post-prédation, puisque les valeurs du Monte di Tuda sont toujours très différentes de celles attendues pour un rapace de la catégorie 1. De plus, les fractures causées par l'ingestion ou la digestion des proies par le prédateur ont des bords émoussés (Fig. 12C). Or seulement 21,5 % des os longs observés présentent ce type de fracture. Mais dans ce pourcentage sont comprises les cassures produites par d'autres altérations dues aux propriétés du sol, des racines et au tamisage. Le taux des fractures effectuées par l'ingestion et la digestion doit donc être très faible, ce qui est vérifié pour la chouette effraie (Andrews 1990). Une petite part de cette fragmentation secondaire peut être due au piétinement des ossements par les oiseaux (faiblement par l'homme, Vigne inédit). Elles peuvent encore survenir à cause de l'exposition aérienne prolongée. Quelques traces en témoignent, sans que la durée d'exposition soit déterminée avec certitude. De nombreuses cassures assez fraîches semblent résulter soit de l'action des racines dans le sol, soit du tamisage.

Les effets d'un transport par l'eau des éléments squelettiques n'ont pas été observés dans l'échantillon VIo de la couche 1a. Les données sédimentologiques signalent une circulation des eaux karstiques moins massive que pour les niveaux sous-jacents, et les traces de manganèse sur les os indiquent une certaine stagnation des eaux. Pourtant, des taxons endémiques, qui auraient dû avoir disparu depuis une période temporelle représentée par environ 10 cm, sont présents dans le matériel : *Rhagamys orthodon* est représenté par quatre éléments squelettiques non roulés, non digérés et *Tyrrhenicola henseli* par une seule molaire. La présence de ces taxons résulte soit de la provenance de l'échantillon pris dans une zone moins fiable stratigraphiquement, soit d'un léger remaniement à ce niveau. En effet, par rapport à l'échantillon témoin VIT pris dans la zone de référence, l'échantillon VIo serait moins fiable (Vigne comm. pers.) Les bioturbations peuvent également être la cause de remaniements de sédiment. Les racines des plantes qui ont laissé de nombreuses traces sur les os peuvent être à l'origine de ces perturbations et on retrouve des fragments d'herbacées actuelles dans le matériel. De plus elles indiquent que les ossements sont

Tableau 5. — Liste faunique des mammifères de l'échantillon VIo (couche 1a) du Monte di Tuda. Le NMI total est de 797 individus. Comparaison avec la liste faunique des pelotes actuelles de *Tyto alba* récoltées sous le porche et les données de Libois (1984) pour plusieurs assemblages de pelotes de *T. alba* de l'étage méditerranéen supérieur de Corse. Liste faunique de l'échantillon VIT d'après Vigne & Valladas (1996).

MONTE DI TUDA	VIo						PELOTES ACTUELLES		Libois (1984)	VIT	
	Crâne	Mx	Mdb	Mol. isol.	NMI	% NMI	NMI	% NMI	% NMI	NMI	% NMI
Muridae											
Apodemus sylvaticus		221	231	184	119	17,30	19	24,36	32.7	15	9,20
Mus musculus		461	571	252	300	43,60	19	24,36	29.1	62	38,04
Rattus rattus		19	26	92	15	2,20	5	6,41	6.1	9	5.50
Rhagamys orthodon		1	1	2	1	0,15					
Muridae indet.		141	210				4	5,13			
Myoxidae											
Eliomys quercinus		12	23	53	13	1,89	0	0	0.5	2	1,30
Arvicolidae											
Thyrrenicola henseli				1	1	0,15	0	0			
Soricidae											
Crocidura suaevolens	29	68	232	64	123	17,88	24	30,80	15	30	18,40
Suncus etruscus	19	34	210	10	114	16,60	7	8,90	5.6	44	27
Vespertilionidae											
Myotis sp.	0	0	3	5	2	0,21	0	0		1	0.61

enfouis depuis assez longtemps sous une faible épaisseur de terre. Armour-Chelu & Andrews (1994) décrivent également l'action bioturbatrice des vers de terre, qui peut être une autre cause. L'analyse micromorphologique signale qu'à ce niveau le milieu est biologiquement actif, avec homogénéisation du sédiment (Fedoroff comm. pers.).

Implications paléoenvironnementales de l'étude taphonomique

Malgré une trace de mélange qui est probablement due à la moindre qualité de l'échantillon VIo pris dans une zone stratigraphiquement plus perturbée de la grotte (Vigne comm. pers.), il semble que *Tyto alba* soit le principal prédateur responsable de l'accumulation de l'échantillon VIo de la couche 1a. C'est probablement aussi le responsable de l'accumulation de l'échantillon VIT analysé par Vigne & Valladas (1996). La couche 1a est assez épaisse (2 à 10 cm) et relativement homogène du point de vue du sédiment (Fig. 2). Sa mise en place est certainement assez similaire pour tous les niveaux (artificiellement créés tous les 3 cm pour les besoins de la fouille) qui la constituent. Il est fort probable que *Tyto alba* y soit responsable d'une partie des accumulations. Cependant, au vu de son épaisseur et devant l'existence de remaniements dus aux racines, aux vers,..., on ne peut pas, en l'absence d'étude taphonomique détaillée des autres échantillons de cette couche, éliminer l'existence d'un mélange de prédateurs ou l'existence de petits ruissellements venant modifier les assemblages fauniques. Par contre cela ne permet pas de conclure à l'origine des autres échantillons de la couche 1 (1b à 1e, mesurant environ 60 cm d'épaisseur) qui peuvent être dus à un autre prédateur ou avoir subi d'autres altérations.

Après ces réserves, l'examen de la faune du niveau VI du Monte di Tuda peut être entrepris d'un point de vue paléoenvironnemental. Néanmoins, la moindre qualité stratigraphique de l'échantillon VIo analysé ici par rapport à celui décrit par Vigne & Marinval-Vigne (1991) et Vigne & Valladas (1996) (VIT) n'autorise pas

des conclusions paléoécologiques aussi précises. Quelques remarques peuvent cependant être faites.

La chouette effraie (*Tyto alba*) est opportuniste et chasse dès la nuit tombée dans les milieux ouverts. Son domaine de chasse est limité à un rayon de deux à trois kilomètres autour de son repaire. La liste faunique du niveau VIo sera donc assez représentative du paléoenvironnement local. Cependant, il faut garder à l'esprit que la représentation des Soricidae dans la liste faunique fossile pourrait être légèrement supérieure et celle des Murinae inférieure aux proportions du régime alimentaire de la chouette à cette époque, en raison des problèmes de conservation différentielle étudiés dans un paragraphe précédent.

La liste faunique actuelle des rongeurs et insectivores de Corse est bien connue (Fayard 1984 ; Noblet *et al.* 1987) :

Muridés : *Apodemus sylvaticus*, le mulot ; *Mus musculus domesticus*, la souris domestique ; *Rattus norvegicus*, le rat surmulot (très rare) ; *Rattus rattus*, le rat noir.

Myoxidés : *Eliomys quercinus*, le lérot ; *Myoxus glis*, le loir.

Soricidés : *Crocidura suaveolens*, la crocidure des jardins ; *Suncus etruscus*, la musaraigne étrusque ou pachyure.

Les vingt-quatre espèces de chiroptères vivant en Corse ne seront pas énumérées en raison de leur très faible représentation dans le matériel fossile.

Deux taxons endémiques *Rhagamys orthodon* et *Tyrrhenicola henseli* sont présents dans le niveau VIo, alors que d'après Vigne & Valladas (1996) ils ont disparu depuis le niveau IX de la couche 1a. Seulement neuf centimètres de sédiment environ séparent les deux niveaux (Fig. 2). Le faible nombre de restes attribués à ces taxons renvoie vraisemblablement à un problème de pollution ou de remaniement. Ces deux taxons sont donc exclus de la discussion sur les listes fauniques.

Les pelotes actuelles de chouette effraie (*Tyto alba*) récoltées dans le porche de la grotte du Monte di Tuda ont une composition faunique très voisine de celle du niveau VIo (Tableau 5). D'après Libois (1984), la totalité des espèces attendues dans le spectre des proies est obtenue à partir du vingt-quatrième individu. On peut considérer ici qu'avec soixante-dix-neuf individus les pelotes actuelles d'effraie du Monte di Tuda sont représentatives du régime alimentaire de la chouette dans ce secteur. On observe quelques différences dans les proportions des listes fauniques. On constate que dans les pelotes actuelles de *Tyto alba*, les proportions de *Rattus rattus* sont légèrement supérieures, ainsi que celles d'*Apodemus*. Par contre, *Mus musculus* est beaucoup plus abondante dans l'échantillon VIo. Les Crocidures montrent également des différences de proportions. Par rapport aux données générales de Libois (1984) concernant toute la Corse, on constate le plus faible nombre d'*Apodemus* et de *Rattus*, une plus forte proportion de *Mus musculus* et de *Suncus* dans la fraction VIo de la couche 1a. L'analyse de la préservation différentielle des restes crâniens avait montré que les insectivores se conservaient mieux que les Murinae. La plus grande taille d'*Apodemus* et de *Rattus* peut avoir favorisé la fragmentation plus marquée des restes crâniens et permis une moins bonne représentation de ces derniers. Les crânes de *Mus* sont plus fragiles et ce genre est représenté par un nombre élevé de molaires isolées qui peuvent facilement être emportées par l'eau ou, vu leur petite taille, passées au travers des tamis. Les biais introduits par la conservation différentielle dans les listes fauniques ne sont pas connus. Il semble cependant que devant la taille importante des échantillons VIo et VIT, les conséquences n'en soient pas trop significatives. Pour des échantillons de plus petite taille le problème reste délicat.

Le lérot est absent des pelotes de chouette effraie du Monte di Tuda. D'après Libois (1984), il se trouve en faible quantité dans le régime de l'effraie (0,5 %). Dans le niveau VI il est présent en plus grand nombre. Le lérot est mieux représenté en altitude où il préfère les forêts et les zones rocheuses. Les pelotes du Monte di Tuda ont été récoltées deux ans après un feu et leur composition faunique reflète bien sûr un milieu plus ouvert que normal dans l'étage méditerranéen supérieur. Le mulot préfère aussi les zones boisées et les maquis moyens tandis que la souris est particulièrement abondante dans les champs cultivés et les maquis bas. La faune fossile du

niveau VIo reflète donc un paysage ouvert (champs cultivés ?), nettement plus ouvert que celui donné par les pelotes deux ans après un incendie, avec cependant à proximité des îlots boisés (présence du lérot). Dans cette comparaison, où les facteurs historiques ne sont pas pris en compte, il est possible qu'*Eliomys* soit en diminution d'effectifs sur le territoire corse alors que *Rattus* serait en augmentation.
En ce qui concerne l'échantillon VIT, Vigne & Valladas (1996) montraient sa composition faunique différente de l'actuelle et le situaient comme représentant un paysage anthropique ouvert correspondant à des champs cultivés avec de la vigne et de l'olivier. Les résultats de l'analyse paléoécologique des échantillons VIo et VIT sont concordants. Cependant, les proportions de *Mus* et de *Suncus* sont encore plus élevées dans l'échantillon VIT. Les quelques différences relevées entre les deux échantillons rappellent qu'il est fondamental d'apporter le plus grand soin à la qualité et à l'abondance de l'échantillonage.

CONCLUSION

Dans cette étude taphonomique, les éléments post-crâniens du Monte di Tuda ont été répartis en de nouvelles classes de fragments squelettiques car le matériel sub-fossile s'est montré plus fragmenté que les assemblages de prédateurs actuels. De même il a été créé de nouvelles classes de fragmentation des crânes, des maxillaires et des mandibules pour les rongeurs et les insectivores. Ceci permet d'aborder d'un point de vue quantitatif les problèmes de conservation différentielle et leur importance sur les listes fauniques. La méthode taphonomique avait jusqu'ici négligé les restes fossiles qui n'appartenaient pas au groupe des rongeurs (Muridés ou Arvicolidés), comme les insectivores. Afin d'améliorer les analyses de la fragmentation, il faudrait concevoir deux méthodes différentes pour les rongeurs et les insectivores à partir d'assemblages actuels de prédateurs. Il serait bon d'enrichir cette méthode par des expériences de fragmentation afin d'établir des critères pour chacun de ces groupes. L'application de la méthode aux amphibiens et aux reptiles est aussi très délicate (Pinto 1995). L'analyse séparée des restes crâniens de rongeurs et d'insectivores laisse entrevoir une meilleure conservation différentielle des restes d'insectivores qui pourrait induire une légère sur-représentation de ces derniers dans les listes fauniques.
L'étude taphonomique des micromammifères de l'échantillon VIo de la couche 1a du site du Monte di Tuda montre que les restes sub-fossiles ont une origine primaire par coprocœnose. La chouette effraie se trouve être le principal prédateur pouvant correspondre aux caractéristiques des restes de petits mammifères (période d'activité, traces de digestion). Des chouettes d'âges différents (nid ?) pourraient être responsables de cette accumulation, ce qui expliquerait l'existence de quelques dents montrant une digestion un peu plus forte. Ce résultat peut s'appliquer à l'échantillon VIT qui a fait l'objet d'analyses paléoécologiques par Vigne & Valladas (1996) et être étendu probablement à la couche 1a.
Par ailleurs, il apparaît clairement que les ossements sub-fossiles ont subi des altérations post-dépositionnelles assez importantes malgré l'âge récent de ce gisement. Les restes de l'échantillon sont plus fragmentés que ceux obtenus dans les pelotes de chouette effraie. Les altérations chimiques par les racines sont importantes, alors que celles causées par le sol ou les agents atmosphériques interviennent à un moindre degré. Le matériel est dans l'ensemble bien conservé. La présence de *Tyrrhenicola henseli* et de *Rhagamys orthodon* (normalement disparus depuis 9 cm), indique un remaniement des faunes dont les causes sont difficiles à interpréter (action bioturbatrice des racines des plantes et des animaux fouisseurs ou provenance moins fiable lors de la prise de l'échantillon ?). L'étude taphonomique de niveaux plus anciens devrait permettre de mieux appréhender l'importance de ce phénomène.
Ce travail a donc permis de mettre en évidence des phénomènes de conservation différentielle qui ne doivent pas être négligés dans le cas d'échantillons de faible taille.
Il montre, de plus, que la connaissance du prédateur responsable d'une accumulation, de ses méthodes de chasse, et des altérations post-prédation, post-dégagement, permet d'améliorer la fiabilité des interprétations paléoenvironnementales.

Remerciements
S. Aulagnier a fourni des assemblages de pelotes du Massif central, J. D. Vigne nous a confié le matériel pour cette étude, il a fourni les pelotes de chouette effraie de Corse et amélioré par ses remarques constructives le manuscrit. Les photos M.E.B. ont été effectuées par Mme Laroche (laboratoire de Paléontologie, MNHN). J. Cuisin (laboratoire de Zoologie Mammifères et Oiseaux, MNHN) a aidé à la détermination des restes squelettiques.

RÉFÉRENCES

Alcover J. A. 1980. — Note on the origin of the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic islands. *Miscellania Zoologica* 6 : 141-149.

Andrews P. 1990. — Owls, Caves and Fossils. *Publications of the Natural History Museum*, Londres: 1-231.

Armour-Chelu M. & Andrews P. 1994. — Some effects of bioturbation by earthworms (Oligochaeta) on archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 21; 433-443.

Avery D. M. 1982. — Micromammals as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the Southern Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum* 85: 183-174.

Chaline J. & Brochet G. 1989. — Les rongeurs. Leur signification paléoécologique et paléoclimatique. La Baume de Gigny (Jura), *in* Campy M., Chaline J. & Vuillemey M. (eds), *Gallia Préhistoire*, CNRS, Paris, XVIIe supplément : 97-109.

Denys C. 1985. — Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébres d'après l'étude des pelotes de chouettes du Bostwana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 7 (4) : 879-933.

— 1986. — Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica* 194: 69-98.

Denys C. & Mahboubi M. 1992. — Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 14 (1) : 229-249.

Denys C., Geraads D., Hublin J. J. & Tong H. 1987. — Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia* 1: 53-82.

Denys C., Dauphin Y., Rzebik-Kowalska B. & Kowalski K. sous presse. — Taphonomical study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents. Paleoecological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*.

Dodson P. & Wexlar D. 1979. — Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology* 5: 275-284.

Fayard A. 1984. — *Atlas des mammifères sauvages de France*. Ouvrage collectif. Société française d'étude et de protection des mammifères, Paris, 299 p.

Fernandez-Jalvo Y. 1992. — *Tafonomia de Microvertebrados del Complejo Cárstico de Atapuerca (Burgos)*. Ph.D. University Complutense of Madrid: 1-559.

— 1995. — Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* 114: 167-195.

Fernandez-Jalvo Y. & Andrews P. 1992. — Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19: 407-428.

Fernandez-Jalvo Y., Denys C., Andrews P., Williams T.C., Dauphin Y. & Humphrey L. sous presse. — Taphonomy and paleoecology of Olduvai Bed I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*.

Jaeger J.-J. 1979. — Les rongeurs (Mammalia Rodentia) du Plio-Pléistocène d'Afrique ; intérêt biostratigraphique et paléoclimatique. *Mémoires de la Société géologique de France*, série 7, 21 (3) : 301-308.

Libois R. 1984. — Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe Atlantique et ouest méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* (Scopoli). *Cahier d'Ethologie Appliquée* 4 (2) : 1-202.

Lyman R. L., Houghton L. E. & Chambers A. L. 1992. —The effect of structural density on marmot skeletal part representation in archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 19: 557-573.

Noblet J. F. 1987. — *Les mammifères en Corse. Espèces éteintes et actuelles*. Ouvrage collectif. Parc National régional de Corse. 164 p.

Pinto A. 1995. — *Tafonomia de anfibios y su aplicacion al registro pleistoceno de la Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesina Universidad Barcelona, Février 1995 (non publiée).

Raczynski J. & Ruprecht A. L. 1974. — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica* XIV, 2: 25-38.

Sanders E. A. C. & Reumer J. W. F. 1984. — The influence of prehistoric and Roman migrations on the vertebrate fauna of Menorca, Spain. *British Archaeological Records* International Series 229 (1): 119-138.

Thibault J.C. 1983. — Les Oiseaux de la Corse. Histoire et répartition aux XIXe et XXe siècles :1-255, *in Publications du Parc naturel Régional de la Corse*. De Gerfau, Paris.

Tuross N., Behrensmeyer A. K., Evans E. D., Fisher L. W. & Hare P. E. 1989. — Molecular preservation and cristallographic alterations in a weathering sequence of wildebeest bones. *Applied Geochemistry* 4: 261-270.

Vigne J. D. 1982. — Nouvelles données sur le peuplement de la Corse par les rongeurs subactuels et actuels. *Mammalia* 46 : 261-264.

— 1988. — Les mammifères post-glaciaires de Corse, étude archéozoologique. *Gallia Préhistoire*, CNRS, Paris, XXVIe supplément, 337 p.

— 1992. — Zooarcheology and the biogeographical history of mammals of Corsica and Sardinia since the last Ice Age. *Mammal review* 22 (2): 87-96.

Vigne J. D. & Alcover J. A. 1985. — Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien, et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. *Actes du 110e Congrès national des Sociétés Savantes (Montpellier 1985)*, section Sciences, 2 : 79-91.

Vigne J. D., Bailon S. & Cuisin J. sous presse. — Biostratigraphy of Amphibians, Reptiles, Birds and Mammals in Corsica, and the role of man in the Holocene turnover. *Anthropozoologia*.

Vigne J. D. & Marinval-Vigne M. C. 1991. — Réflexions écologiques sur le renouvellement holocène des micromammifères en Corse : les données préliminaires des fossiles du Monte di Tuda : 183-193, *in* Le Berre M., Le Guelte (Resp.), Chabaud R. (eds), *Le Rongeur et l'Espace*. Paris.

Vigne J. D. & Valladas H. 1996. — Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental changes in northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* 23: 199-215.

Manuscrit soumis pour publication le 15 juin 1995 ; accepté le 12 mars 1996.